云 南 植 物 研 究 7(4): 457—467, 1985
Acta Botanica Yunnanica

植物分类学中的繁殖生物学问题

徐炳声
(复旦大学生物系)

提要 繁殖生物学的知识有助于对分类学上复杂性问题的理解，从而大大地有利于我们作出明智的分类估价，但它不一定为我们提供解决问题的钥匙。异体受精增加群体的杂合性和变异性。互交繁育的程度限定了表型变异的式样；互交繁育受阻往往造成分类群表型上的间断。异形不亲和性系统（如花柱异长、雌雄异株等等）给分类学家提供可鉴别的形态差异来划分密切近缘的分类群，但也有由此而造成分类实践上混乱的情况。自体受精增加群体的纯合性；相继世代持续的自体受精使群体变成纯系或同形小种。但对自体受精植物的分类处理并不存在既定的原则，而现在大多数学者不支持把每一个纯系或小种(或约当种)都定为种的做法仅仅反映了当前分类学的时流。但普遍认为，对自体受精类群的分类处理应不同于异体受精类群。无融合生殖是自体受精的一种极端的形式，包括营养生殖和无融合结籽（包括不定胚生殖、无孢子生殖、双倍孢子生殖、假受精）两大类。在任何情况下，胚总是完全由母体组织形成，因此后代在遗传上与它的母体完全相同。由于许多无融合类群都是兼性的，即既能产生无性的种子，又能产生受精的种子，而且又常与杂交和多倍化密切相关，因此具有特别复杂的变异式样。这三套过程同时存在的类群，称为无融合种综，分类学上称为“困难属”，种的划分始终是件个人判断的事。

关键词 繁育系统；异体受精；不亲和性系统；自体受精；无融合生殖。

植物学家都非常重视花部的性状在分类上的价值，习惯上把花作为估价分类群之间的亲缘关系和作出分类学结论的重要依据。的确，花的各个部分在数目、形状和位置上，在花颜色的式样上，以及在各种各样的物候学特征上的差异都是重要的分类特征，为我们提供了丰富的变异性原料。但重要的是，从繁殖生物学观点看，花部的许多性状实际上代表着植物对各种不同的传粉方式的适应。我们应当充分意识到，花部形态式样的变化是与不同的繁育系统（breeding system）相关联的。这种认识能引导我们对作为分类工作原料的大部分花部变异的正确理解，从而大大地有利于我们作出明智的分类估价。

在讨论繁殖生物学问题之前，有必要指出的是植物的繁育关系往往反映在群体内的个体之间。作为分类研究的原料的植物变异的程度取决于群体的式样，包括群体的大小、基因突变的速率、繁育系统、生境特征和自然选择压等因素，其中繁育系统在决定变异的式样方面起着决定的作用。

本文于1984年11月28日收到。

一、植物的繁育系统

植物的有性繁殖有两种受精方式：（1）自体受精（autogamy）〔或自体繁育或近亲繁殖（inbreeding)〕—指主要或全部通过自花传粉、受精产生种子的繁殖方式。（2）异体受精（allogamy）〔或异体繁育或远系繁殖（outbreeding)〕—指通过异花传粉、受精产生种子的繁殖方式。但在自然界，这两种受精方式往往不是绝对的，而是以各种频率出现。繁育系统是指控制群体或分类群内自体受精或异体受精相对频率的各种生理、形态机制。Heywood[11]把繁育系统分为有性和无性两大类，并把有性生殖分为自体受精和异体受精两部分（见表1）。

这两种交配或受精方式对群体的基因型产生完全不同的效应。自体受精增加群体的纯合性（homogeneity）；相继世代持续的自体受精可使群体变成“纯系”(pure line)。异体受精通过基因重组而形成大量不同的基因型，能增加群体的杂合性(heterozygosity)和变异性。

表1 繁 育 系 统

Table 1. Breeding System

1.有性的（两性生殖）
- （a）自体繁育（自体受精）。例如，闭花受精。
- （b）异体繁育（异体受精）
  - （1）阻止自花传粉的花的结构特征
  - （2）有着类似效果的时相上的特征。例如，雄蕊先熟、雌蕊先熟
  - （3）雌雄同株
  - （4）雌花两性花异株或雄花两性花异株
  - （5）花粉管不同的生长率
  - （6）遗传的自交不亲和（self-incompatibility）
  - （7）花柱异长性（heterostyly）
  - （8）雌雄异株。

2.无性的〔无融合生殖（apomixis）〕
- （a）营养繁殖——有或无有性生殖。
- （b）无融合结籽（agamospermy）——偶发的、兼性的、专性的。

从以下三个方面可以看出繁育系统对分类学具有十分重要的意义：

（1）繁育系统产生直接的表型效应。互交繁育（interbreeding）的程度对表型变异的式样起着限定的作用。分类群之间表型上的间断往往是由于互交繁育受到阻碍所致〔如具广泛分布区的种内分化为不同的地方宗（local race）或地理宗（geographical race）〕。

（2）繁育系统的知识有助于我们对分类学上复杂性问题〔如无融合生殖植物（apomictic plants）〕的理解，但它不一定为我们提供解决问题的钥匙。

（3）繁育系统决定着进化的途径（例如，自然杂交后杂种转化为自花传粉或无融合生殖以保存其后代）。

例如，在胡桃科、丝穗木料（Garryaceae）和壳斗科之类的风媒传粉占优势的科中可以找到与风媒有关的典型综合性状(syndrome of characters)，包括例如花无瓣和单性、雄花(有时雌花)着生于葇荑花序、花药伸出、大量花粉、柱头面积大和伸出等等，显示着这些成套性状之间高度的相关性。这些科的成员具有如此突出的形态相似性，以致 Eichler 把它们和另一些科都汇集在一起作为一个目。而 Engler 和 Rendle 则继续把这一目公认为“原始双子叶植物的一个种系发生上同源的类群”。后来对这些葇荑花序科的解剖学和形态学研究才知道所谓葇荑花序类(Amentiferae)在很大程度上是一个来自不同种系发生线的大杂烩。这个类群可视为进化性趋同（evolutionary convergence）的一个例子，其中趋同性状与相类似的传粉方式有联系。

另一方面，人们只要看一下象钓钟柳属（Penstemon）、马先蒿属（Pedicularis）、忍冬属（Lonicera）、耧斗菜属(Aquilegia)、贝母属(Fritillaria)或沟酸浆属(Mimulus)就会领会到在这些属内出现的花部形态的适应幅射（adaptive radiation）和趋异（divergence）的复杂的式样，后者在很大程度上代表着形形式式的传粉动物与各广布大属之间相联系的形态学和个体生态学特征的适应性。

V. Grant 和 K. A. Grant 在传粉生物学方面所写的几部著作，如《花葱科中花的传粉》（Flower Pollination in the Phlox Family）（1965）和《蜂鸟与它们的花》（Hummingbirds and Their Flowers）（1968）以及许多学术论文引起了美国学者极大的兴趣和注意，并在唤起开展这方面的工作上发挥了决定性的作用。

二、异体受精和不亲和性系统

前面已经说过，不要把异体受精和自体受精看成是纯粹的。在自然界的植物中，在这两种极端情况之间存在着许多中间类型。这就大大地增加了植物的变异式样的复杂性。

异体受精植物往往具有许多防止自体受精的机制。这些机制被总称为不亲和性系统（incompatibility system）。从 Heywood（见表1）所列举的八项防止自体受精的机制中，有的有形态效应，有的只有生理或遗传效应而没有形态效应。根据有无形态效应而可以把异体受精植物的繁育系统分为：（1）同形不亲和性系统（homomorphic incompatibility system），（2）异形不亲和性系统（heteromorphic incompatibility system）。对于形态分类来说，同形不亲和性由于它没有形态效应而并不产生特殊的分类学问题。但异形不亲和性因为有可鉴别的形态差异而引起分类学家的注意。大约有24个科的不亲和性系统是异形不亲和性的。下面让我们着重介绍二种异形不亲和性机制。

1.花柱异长。花柱异长是异形不亲和性系统的一种，但并非所有花柱异长的分类群都有不亲和性。例如，在 Amsinskia 和酢浆草属（Oxalis）的某些种中不亲和性并不存在或很弱。

花柱异长最普遍的表现形式是两型花柱（distyly），其中种的群体是由具长花柱和一组短雄蕊的花（“pin”花）和具短花柱和一组长雄蕊的花（“thrum”花）的植物所组成。两型花柱出现在报春花属（Primula）、耳草属（Hedyotis）、Rudgea、睡菜属（Menyanthes）、Piriqueta、Jepsonia 以及其他一些属内。一般说来，长花柱植物是自

交不亲和和杂交不亲和的；短花柱植物也一样。受精仅仅发生于这两种类型之间的传粉以后。

花柱异长的另一种不那么普遍的表现形式是三型花柱（tristyly），出现三种不同类型的花：长花柱型，柱头下方有二组花药；中等花柱型，柱头的上、下方各有一组花药；短花柱型，两组花药都在柱头的上方。三型花柱仅在酢浆草科、雨久花科和千屈菜科才有。三型花柱种内传粉后受精的程度以花粉与柱头在同一水平者为最高。因此，如中等花柱型的花只有在由长花柱型或短花柱型花中的中等高度的花药传粉以后才能产生种子。

在几乎任何一个两型花柱或三型花柱的属内都有一些植物，它们的花药和柱头位于同一水平上，即使不是真正的自花传粉的话也是自交可亲和的。这种花柱同长的植物在花药和花柱的排列上明显地不同于其花柱异长的祖先，它们的分布往往比其祖先要宽广，如果以自花受精为主，则它们的花可能远较小。Ornduff〔15〕列举了这类自花受精衍生物与其异株异花受精的祖先之间存在的性状差异的名单。因为这些植物在形态和地理分布上都不同于它们的祖先，因此分类学家有可能把它们划分为独立的分类群。酢浆草属中成对的亚种和种，Piriqueta（属于Turneraceae）的成对的种：P. caroliniana（美国东南部，花柱异长）和P. cistoides（加勒比和南美北部，花柱同长），以及同样突出地在澳大利亚的睡菜科的属——莕菜属（Nymphoides）和Villarsia就是属于这种情况。

尽管如此，花柱异长和同长的宗被作为同一个种来处理的情况也屡见不鲜〔如睡菜(Menyanthes trifoliata)〕。

花柱异长的情况理应受到分类学家的注意，原因有二。第一，由于花的异形性(heteromorphism）给分类实践造成的影响和混淆的可能性是存在的，因为同一个种的不同型式的花之间的形态差异是引人注目的和不连续的。例如，有人曾提出把酢浆草属某些种的三种型式的植物都作为独立的种来描述的建议。紫草科不同的属之具有异长和同长花柱的种，其花柱长度和花药位置的变异成为造成这些属内多余双名的部分原因。第二，花柱异长可作为综合特征之一用来划分密切近缘的分类群的价值往往被分类学家忽视了。例如，Jepsonia是主产美国西部的虎耳草科类群的一个小属，而该类群的分类是以一些不那么有力和任意的形态标准为根据的。可是，Jepsonia是其中唯一具有异长花柱的属。可以把这个性状加入到把它同其他近缘属区分开的那些性状中去。另一个例子是在区分美国东部产的Houstonia（Hedyotis）的三个十分相似的种：H. caerulea, H. pusilla和H. minima时所存在的混乱。除了Mohlenbrock和Halbig〔13〕提出的，能用来区分这些种的可靠性状以外，还可以花柱两型这个为H. caerulea所特有，而另外二个种所没有的特征。

2.雌雄异株及有关情况　另一类促进异株异花受精的花的机制是雌雄异株、雌雄同株，以及它们的各种取代。性的这种分离（尤其是雌雄异株）偶而也会给分类学带来一些问题。例如，象柳属（Salix），和冬青属（Ilex）这样的雌雄异株的种，要把同一个种的雄株和雌株配在一起有时也是极其困难的。Breedlove〔5〕指出，倒挂金钟属(Fuchsia）墨西哥和中美洲的组Encliandra的某些雌花两性花异株分类群的雌性成员

在分类上被认为与同种的两性花个体不同，如F. thymifolia subsp. minimiflora 的两性花植物被称为F. skutchana。但在大多数情况下，性的分离并没有给分类学造成困难，而且有时还能为分类学家提供用来作为区分不同属内密切近缘的种的鉴别性状。例如，1927年Hagerup把欧洲的一种四倍体岩高兰属（Empetrum）植物描述为两性岩高兰（E. hermaphroditum），并根据这种植物所具有的和由种名表示的两性花这个特征与雌雄异株的二倍体种岩高兰（E. nigrum）区分开。Löve和Löve[12]指出，尽管美洲的植物传统上被称为岩高兰，但它们是四倍体和两性的，应该叫做两性岩高兰。同样，雌雄异株对区分困难的酸模属（Rumex）中的一群非常相似的种是有用的，对区分热带大属玉叶金花属（Mussaenda）和羊蹄甲属（Bauhinia）的种可能也有用。在荇菜属（Nymphoides），雌雄异株对识别印度半岛的土著种大籽荇菜（N. macrosperma）与密切近缘、同地分布的两型花柱的种金银莲花（N. indica）是重要的[22]。

三、自体受精植物

自体受精植物又叫近亲繁殖植物，它们都具有保持亲本的遗传性不变的特点。但由于同一种内或同一分类群内个体的基因型都多少不相同，而每一个个体又能保持其遗传性多代不变，因此往往形成许多纯系或同形小种（biotype）。尽管这些纯系之间的变异是不连续的，但即使有形态差异也是比较小的，而且生态上也有一定的偏爱。

但绝对的自体受精在被子植物中是不存在的。即使高度自体受精的植物，也有少量的异体受精。每当自体受精植物发生异体受精时，就会产生基因重组和基因型的分化。拿春葶苈（Erophila verna）来说，植物体各个不同部分的被毛、分枝的程度、荚果的形状、叶分裂的程度等性状常以各种组合的形式出现，而每一个基因型又转回到自体受精和保持其遗传性不变。受精方式的这一转变导致纯系的数目大大增加。

对自体受精繁育系统的认识仅仅有助于我们了解植物的变异式样，但并没有告诉我们对这类植物分类的方法。但有一点似乎已经明确，即对自体受精类群的分类处理应与异体受精类群有所不同。如果把自体受精分类群的每一个纯系都定为种〔即小种（microspecies）或约当种(Jordanon)〕，则种的数目大量增加，而且从长期来看，它们常常是不稳定的，迟早总会出现异体受精和产生出数以百计的重组类型。Sharsmith[17]指出，不能完全按生殖隔离这个标准来确定种的界限，否则在很大程度上是专断的，而且应以尽可能地表达群体的生物学关系为目的；而且，对不同的情况要区别对待，比如按有关分布、生态、群体的大小和结构等可加利用的知识来作出判断。但对自体受精植物的分类处理并不存在既定的原则[6]，而现在大多数学者不承认小种仅仅反映了当前分类学的时流[18]。目前实际的情况是，在不同的属，有的在不同的水平上（从种到变型，但种是罕见的）对小种加以认可，有的则根本不予承认。毛连菜属（Picris）的蓝蓟毛连菜（P. echioides）在英国有二个宗：（a）生长在海岸峭壁，多年生，自交不亲和，晚开花和外倾；（b）生长在可耕地的边缘，一年生或二年生，自交可亲和，早花，直立。把后一个宗作为独立的种来处理似不合适。

一个相反的例子是报春花属（Primula）的具粉报春（P. farinosa）。在十九世纪

以前，人们把具粉组（Sect. Farinosae）内的好一些在地理分布和形态上有区别的类型都包括在这个种内。后来发现具粉报春是个二倍体，具两型花柱，主要是自交不亲和的，而组内其他的种是多倍体，具同型花柱，自交可亲和。所以应该把这些多倍体种与具粉报春分开来[2，3]。

四、无融合生殖植物

无融合生殖这个术语是个总称，包括任何类型的无性生殖。所以，从定义上讲，凡取代有性生殖的就是无融合生殖。在任何情况下，胚总是完全由母体组织形成的，因此后代在遗传上与它的母体完全相同。瑞典学者 Gustafsson 是以研究高等植物的无融合生殖而著称。他的经典著作《高等植物中的无融合生殖》（Apomixis in higher plants）（1946—1947）对这一论题作了充分的评论。Stebbins [19]，Nygren [14]，Fryxell [8]，Battaglia [4]，Rutishauser [16]和 Grant [11]就同一论题所作的述评中增加了许多后来获得的成果。

Gustafsson 把无融合生殖现象分成两大类：营养生殖（vegetative reproduction）和无融合结籽。

1.营养生殖　又叫营养体无融合生殖(vegetative apomixis)，其中生殖是无性的或营养体性质的，包括象匍匐茎、根茎、块茎、珠芽和冬芽等本来只作为正常有性生殖的辅助性结构，现在成为唯一的生殖方式。著名的例子有伊乐藻（Elodea canadensis）（只存在一个性别的雌雄异株的种）、Stratiotes aloides、黑藻（Hydrilla verticillata）等以及浮萍科的某些种，它们在北欧完全是营养生殖的，在别处却是正常有性生殖的。

有些营养生殖类群是无性系（clone）（即从单一祖先通过有丝分裂繁殖的个体群）杂种。例如，欧洲的菖蒲(*Acorus calamus*)($2n=36$)和我国的石蒜(Lycoris radiata)($2n=33$)都是不育的三倍体，由营养体来繁殖和散布；薄荷属（Mentha）和杂种露珠草(Circaea × intermedia)也是无性系杂种。曾经过深入研究的 Ranunculus ficaria，其某些宗在种子不发育的情况下几乎全部由小块茎来繁殖。这样的宗被命名为 subsp. bulbifer。我国也有以“bulbilifera”为加词的植物，如 Eragrostis bulbilifera, Corydalis sheareri var. bulbilifera，其营养生殖的作用是肯定的，但它们是否也同时进行有性生殖就不知道了。

还有一类叫无性系小种（clonal microspecies），是自然杂交与营养生殖相结合的产物，在仙人掌属（Opuntia）非常普遍。据 Grant [9]报道，美国德克萨斯的三种仙人掌：O. lindheimeri, O. edwardsii 和 O. phaeacantha major 是一群容易产生自然杂交的植物。杂交的分离后代往往通过营养生殖而产生出为数可观的小种，每一个小种都能以群体为单位，保持其形态和生理特征的一致性而不与其他小种混淆。这样，原来的两个种通过杂交和营养生殖可以衍生出数以百计的小种来，构成一个十分复杂的变异式样。

有些种虽然本身并不是营养无融合生殖的，但在一特定的地点和时间内，在有性生殖困难或不可能的情况下，主要靠营养生殖来生存和散布。例如美丽打碗花(Calystegia

pulchra）在十九世纪引入英国后主要靠少数无性系来传播；生长在西班牙东南部的稀有植物——捕虫堇（Pinguicula vallisneriifolia）几乎全部由纤细的“匍匐茎”来繁殖，这些匍匐茎生根和形成新的莲座叶丛，花虽正常结籽，但只有一小部分有成活力，在自然界未发现过幼苗。

进化上也许更重要的是一种被称为假胎生（pseudo-vivipary）的现象，是繁殖体发生在花内部而且代替了花的一种营养生殖方式，在虎耳草属（Saxifraga），龙舌兰属（Agave），葱属（Allium），蓼属（Polygonum）以及禾本科的早熟禾属（Poa），羊茅属（Festuca）和须草属（Deschampsia）等属内很有名。这些种或亚种完全不产生种子，在遗传上与绝对的无融合种子生殖没有什么不同之处。但有些种在同一花序上兼有有性的和假胎生的花〔如拳参（Polygonum viviparum）和薤白（Allium macrostemon）〕。只含有一个高级多倍体的种的蕺菜属（Houttuynia）在所有分布区内都是一个无融合生殖的宗。

2.无融合结籽 包括用无性方法产生胚胎和种子的任何类型，其特点是绕过减数分裂和受精，因此最后形成的胚胎的染色体数目和基因型与母株完全一样。无融合结籽包括以下几种不同的方式。

（1）不定胚生殖（adventitious embryony）。胚胎直接由珠心或珠皮那样的二倍性孢子体母体组织发生，完全避开配子体阶段。不定胚生殖以在柑桔属（Citrus）的不同栽培分类群为最著称。此外还发生在冬青叶山麻杆（Alchornea ilicifolia），甜味大戟（Euphorbia dulcis），齿叶金莲木（Ochna serrulata，蒲桃（Eugenia jambos），桃叶野扇花（Sarcococca pruniformis），橙黄仙人掌（Opuntia aurantiaca），玉簪属（Hosta）和葱属（Allium）的某些种及兰科的 Nigritella 和绶草属（Spiranthes）的某些种。

（2）无孢子生殖（apospory）。由珠心或珠皮的营养细胞不经过减数分裂而直接发育成胚囊。以后由这个二元的卵细胞不经受精而发育成胚。

（3）双倍孢子生殖（diplospory）。胚襄虽由大孢子母细胞产生，但产生过程中或则根本没有减数分裂，或则减数分裂大为变样，以致染色体未进行配对或减数。

从形态学观点讲，无孢子生殖和双倍孢子生殖仍有孢子体与配子体世代交替，但因绕过减数分裂而使配子也是二倍性的。

（4）假受精（pseudogamy）。通过授粉作用与花粉管发生而产生种子，但父本绝对不对胚胎组织起作用，所以种子后代的基因型与母株相同。假受精常常与以下事实有关连，即雄核需要与雌核融合以便产生一个为胚的发育提供营养的功能性胚乳。

无融合生殖按其在个体上发生的不同程度而还可分为专性无融合（obligate apomict）和兼性无融合（facultative apomict）两大类：前者是指整个植株完全是无融合生殖的〔如大蒜（Allium sativum）〕；后者是指同一植株上既有无融合生殖，又有有性生殖〔如薤白和拳参〕。——所以，兼性无融合的个体可以同时产生两种后代，一种与母株基本相同，另一种则与母株有不同程度的差异。这就给分类学带来一个十分棘手的问题，即兼性无融合的有性过程能产生一系列新的无性系，从而在新、老无性系之间形成一种异常复杂的关系——虽有稳定的性状区别，但这种区别非常微不足道，若把它们每一个都定为种，则种数将大量增加，直到不可收拾的程度。

情况还不止于此。无融合生殖常常与杂交和多倍化密切相关。大多数无融合系显然是由杂交起源的，如果不产生无融合的话，这些杂种本来是不能生存下去的，因为它们是不育的。三倍体的菖蒲就是一个很好的例子。英国的所有蒲公英属（Taraxacum）的种都是无融合生殖的，而且细胞学实验证明，杂交先于无融合生殖。无融合生殖使这些杂种稳定下来。

关于无融合生殖与多倍体的关系，Gustafsson 的结论是：虽然二倍体中也可以由基因突变引起无融合生殖，但这些无融合生殖基因在多倍体水平上的作用比二倍体水平更强烈。有许多类群，二倍体种全为有性的而多倍体种则主要是无融合的。有假胎生现象的许多属，凡有无融合生殖者全部或几乎全部是多倍体。

凡是无融合生殖、种间杂交和多倍现象这三套过程同时存在的类群都有一种特殊的变异式样，其分类学问题极为复杂。Babcock [1] 和 Stebbins [21] 称这些类群为“无融合种综”（agamic complex），分类学上称为“困难属”（critical genus）。著名的无融合种综有还阳参属（Crepis），早熟禾属（Poa）、Bothriochloa-Dichanthelium 复合体，委陵菜属（Potentilla），悬钩子属（Rubus），银胶菊属（Parthenium），蒲公英属和山柳菊属（Hieracium）。对于这样的属的分类，“分类学家的恶梦永远不能消除，种的界线始终是件个人判断的事”[20]。

那么，怎样从进化的观点来看无融合生殖呢？首先，专性无融合所产生的后代具有相同的基因型（属于同一同形小种）。因为没有有性过程，也就不存在通过基因的分离和重组而产生新基因型的可能性。这就限制了变异性。没有变异就没有进化。所以人们把专性无融合比喻为“死胡同”。Wagner [23] 把二倍体的、有性的和异体受精的种称为“正常种”（normal species），认为这是植物进化的主干，而把多倍体、自体受精、无融合生殖和杂交看成是进化的“噪音”，是对正常进化路线的偏离。

但另一方面，许多无融合种综都是兼性的，既能产生无性的种子，又能产生受精的种子。这样的类群并没有丧失产生新变异的能力。应该说它们在暂时的稳定性和长期的变异性之间保持着一种平衡。De Wet 和 Stalker [7] 在《植物中的配子体无融合生殖和进化》（Gametophytic apomixis and evolution in plants）一文中提出以下看法，即不管是无融合结籽还是经常与其伴随的多倍性，都没有为二倍性有性繁殖的群体提供选择上的好处。但无融合生殖在选择上主要有利之处在于它能把能育性贮存在有性不育的个体中。多倍性加强了种间杂交，而无融合生殖就是普遍地出现在这些杂交复合群之中。无融合生殖一旦形成，通过固定（fixing）和产生有利的基因型而有助于近期的适合度（fitness）。可是，继续的前进性进化有赖于有性和无性生殖之间的基本的平衡。

从悬钩子属、早熟禾属和禾本科须芒草族（Andropogoneae）的地理分布式样来看，这些属从第三纪开始就已经存在兼性无融合多倍体了，而且现在在分布上并未显示缩小的迹象。尽管这些类群只有通过缓慢的突变过程和通过有性种来产生新的变体，但它们无疑将继续存在下去。在这样的类群中，形态和生态变异的整个影响范围存在于二倍性祖先，而不会产生任何新的适应性主题。

参 考 文 献

〔1〕 Babcock, E. B. and G. L. Stebbins. 1938: The American species of *Crepis*: their relationships and distribution as affected by polyploidy and apomixis. Carnegie Inst. Washington, Publ. No. 504.

〔2〕 Baker, H. G. 1959: Reproductive methods as factors in speciation in flowering plants. *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.* 24:177—191.

〔3〕 Baker, H. G. 1961: Rapid speciation in relation to changes in the breeding system of plants. Recent Advances in Botany, 881—885. Toronto Univ. Press.

〔4〕 Battaglia, E. 1963: Apomixis. In: Recent Advances in the Embryology of Angiosperms, ed. P. Keheshwari. Internat. Soc. Plant Korph., Delhi.

〔5〕 Breedlove, D. E. 1969: The systematics of *Fuchsia* sect. *Encliandra* (Onagraceae). *Univ. Calif. Publ. Bot.* 53:1—69.

〔6〕 Davis, P. H. and V. H. Heywood. 1963: Principles of Angiosperm Taxonomy. Oliver & Boyd, Edinburgh and London.

〔7〕 De Wet, J. M. J. and H. T. Stalker. 1974: Gametophytic apomixis and evolution in plants. *Taxon* 23(5/6):689—697.

〔8〕 Fryxell, P. A. 1957: Mode of reproduction in higher plants. *Bot. Rev.* 23:135—233.

〔9〕 Grant, V. 1980: Clonal microspecies of hybrid origin in the *Opuntia lindheimeri* group. *Bot. Gaz.* 141(1):101—106.

〔10〕 Grant, A. 1981: Plant Speciation. Second Edition. Columbia Univ. Press. New York.

〔11〕 Heywood, V. H. 1976: Plant Taxonomy. Edward Arnold.

〔12〕 Löve, A. and D. Löve. 1959: Biosystematics of the black crowberries of America. *Canad. J. Gen. Cytol.* 1:34—38.

〔13〕 Mohlenbrock, R. H. and L. E. Halbig. 1962: The annual species of *Houstonia* in Illinois. *Rhodora.* 64:28—31.

〔14〕 Nygren, A. 1954: Apomixis in the angiosperms. Ⅱ. *Bot. Rev.* 20:577—649.

〔15〕 Ornduff, R. 1969: Reproductive biology in relation to systematics. *Taxon* 18:121—133.

〔16〕 Rutishauser, A. 1969: Embryologie und Fortpflanzungsbiologie der Angiospermen. Springer Verlag, Vienna.

〔17〕 Sharsmith, H. 1961: The genus *Hesperolinon* (Linaceae). *Uniu. Calif. Publ. Bot.* 32(4):235—314.

〔18〕 Stace, C. A. 1980: Plant Taxonomy und Biosystematics. Edward Arnold.

〔19〕 Stebbins, G. L. 1950: Variation and Evolution in Plants. Columbia Univ. Press. New York.

〔20〕 Stebbins, G. L. 1979: Fifty years of plant evolution. In: Topics in Plant Population Biology, ed. O. T. Solbrig and al. Columbia Univ. Press. New York.

〔21〕 Stebbin, G. L. and E. B. Babcock. 1939: The effect of polyploidy and apomixis on the evolution of species in *Crepis*. *J. Hered.* 30:519—530.

〔22〕 Vasudevan, R. 1968: A new species of *Nymphoides* (Menyanthaceae) from South India. *Kew Bull.* 22:101—106.

〔23〕 Wagner, W. H. 1970: Biosystematics and evolutionary "noise". *Taxon* 19:146.

PROBLEMS WITH REGARD TO REPRODUCTIVE BIOLOGY IN PLANT TAXONOMY

Hsu Pingsheng

(Department of Biology, Fudan University)

Abstract Plant taxonomists traditionally place a heavy reliance on floral charactess in assessing relationships and in arriving at taxonomic conclusions. From the standpoint of reproductive biology, differences in number, shape and position of floral parts, in perianth-color patterns, and in various phenological traits, are all features that represent adaptations to various modes of pollination. Such an awareness can immeasurably aid the plant taxonomists in making intelligent taxonomic assessments.

Floral and other characters associated with autogamy (heterostyly, dioecism, monoecism, etc.) can serve as a source of taxonomic confusion, because of the striking and discrete nature of the morphological differences between floral forms of the same species. But they can be used as traits in providing a syndrome of characters to separate closely related taxa at various taxonomic levels.

Autogamy and apomixis are breeding system mechanisms which reduce or virtually eliminate genetic recombination. Both of them are responsible for allowing or promoting variation pattern which cause taxonomic headaches in a number of groups. There is no established taxonomic principle, however, dealing with the recognition of species in inbreeding group[6], and the fact that Jordanons or microspecies are mostly not recognized as species is simply a reflection of the current taxonomic fasion[18]. In fact in different genera the microspecies are recognized at different levels, from species (rarely) to forms, or not at all. But it is generally agreed that the criterion of gene exchange between individuals of a species and restriction of gene flow between species cannot be applied reigidly to facultativelly inbreeding populations. Apomixis may be looked upon in genetic terms as an extreme form of inbreeding and its taxonomic consequences are as might be predicted from such a breeding system. Facultative apomixis causes great taxonomic difficulties, because it gives rise to plants which are variously intermediate between the erstwhile, distinct but closely similar agamospecies. The association of polyploidy and hybridisation with apomixis is a well-known phenomenon in flowering plants, and is one which adds to the

troubles of taxonomic treatment. In such "critical groups", the "night mare for the taxonomists" will never be removed and species boundaries will always be a matter of personal judgement[20]. For many years, taxonomists have attempted to devise ways of dealing with the problems involved in the classification of apomicts, but the subject still remains controversial. It is quite evident that no one system of classification will be possible for all groups of apomicts. The actual taxonomic treatment adopted varies from group to group.

Breeding system is important taxonomically for the extent of interbreeding largely defines the pattern of variation and hence the delimitation of taxa. It is suggested, therefore, that taxonomists should make an attempt to understand the reproductive methods of the plants with which they work since such an understanding will strengthen the foundation upon which taxonomic judgements are made.

Key words Breeding system; Allogamy; Incompatibility system; Autogamy; Apomixis